

総 説

ウサギはなぜ糞を食べる？

坂口 英

(応用動物科学コース)

Why do rabbits ingest their feces ?

Ei Sakaguchi

(Laboratory of Animal Nutrition)

The utilization of dietary energy and protein must depend on microbial activity in the gut in every herbivore. For animals adopting the cecum as a microbial habitat, from the viewpoint of the protein utilization, the position of the cecum in the digestive tract is less advantageous than that of foregut fermenters. As a solution to this problem, cecum fermenters perform cecotrophy in order to utilize microbial protein proliferating in the cecum. Cecotrophy is supported by the mechanism that separates microbes from digesta in the colon, sends them back into the cecum and promotes microbial proliferation in the cecum. The colonic separation mechanism can be classified into two types. One is the mucus-trap type separation of bacteria with mucus from digesta in the proximal colon of rodents. The other is the wash-back type separation of particle phase of the colonic contents and liquid phase containing microbes in the colon of rabbits. For microbes guaranteed to inhabit the cecum under colonic separation mechanism, it is necessary for them to obtain sufficient nutrients for survival and proliferation. The source of nitrogen is easily obtained as urea transferred from the blood flow. On the other hand, the energy source is considered to be the limiting factor for bacterial proliferation due to the limited amount of easily usable energy source. In fact, cecal microbial proliferation of rabbits and guinea pigs increases when adding indigestible but fermentable sugars to the feed. As a result, the amount of cecotrophy increases, and the percentage of nitrogen accumulation in the body tends to increase.

Key words : Small herbivore, Cecum, Nitrogen metabolism, Cecotrophy

はじめに

旧約聖書レビ記11章6節に「ウサギ、これは反芻するけれども……」という記述があることを最近友人から教えられた。これはウサギが食物を食べない時でも口を動かす動作を、ウシやヤギと同じような反芻行動と思い込んだものと思われるが、ウサギの食行動の記述として興味深い。ウサギが自分の排出する糞を食べることは、古くから知られていたようで、「食べ物の消化を助けるため」という考えはずっと以前からあったが、そのことの科学的評価は近年までほとんど行われていなかった。糞を食べる動物はウサギに限られているわけではなく、多くの小形草食動物が糞を食べること（食糞）が分かっているから、その詳細やメカニズムについての研究がなされるようになり、小型の草食動物にとって食糞は重要な消化管機能として理解されるようになってきた。現在までに調べられている限り、発達した盲腸を備えている草食動

物では、消化機能の一部に食糞が組み込まれている。本稿では、小形の草食動物の食糞という栄養戦略の背景と実態、その食行動を支える消化管機能などについて述べ、更にウサギのタンパク栄養と食糞との関係について我々が行ってきた研究結果を含めてまとめた。

草食動物の食物

草食動物の主要な食物は言うまでもなく草類や樹葉類である。これらの栄養源としての主な特徴として以下の2点が挙げられる。一つ目は、含まれる炭水化物の大部分が繊維質（セルロースなど）ということである。繊維質は動物の消化管の消化酵素では消化が困難であり、豊富に含まれる炭水化物のうち動物自身の消化機能で利用できる割合はきわめて少ない。二つ目は、タンパク質のアミノ酸組成が動物の要求する必須アミノ酸組成と大き

Received October 1, 2014

く異なりまた含有量も低い場合が多いことである。このことは体内タンパク質代謝を円滑に保つために支障を来すことになる。このように草類や樹葉類はエネルギー源としてもタンパク質源としても大きな問題のある食物とみなされる。

しかしながら、草食動物が繊維質を分解する能力を備えた微生物群との共生を図ることで、これらの問題を見事に解決していることはよく知られている。

草食動物の消化管

前述したように草食動物は栄養源である草類の利用過程に微生物の活動を組み込んでいる。すなわち微生物の生息部位を消化管内に置き、微生物活動に伴う生成物(有機酸や微生物態タンパク質)を栄養源として利用している。草食動物はその消化管の中で微生物生息部位の配置の違いから、前胃発酵動物 (foregut fermenter) (複胃動物) と後腸発酵動物 (hindgut fermenter) (単胃動物) に大きく分けられる。

前胃発酵動物は胃や小腸のように消化管本来の消化機能(消化酵素分泌)をもつ消化管よりも前方に微生物発酵槽を備えた動物をいう。この中には反芻動物やラクダ、カバ、カンガルー、コロブスモンキー、ナマケモノなどのような非反芻動物が含まれる。一方後腸発酵動物には多くの動物種が含まれ、体重が数トンにも及ぶゾウから数十グラムの齧歯類まで、広い体重分布が見られる。また、大腸は動物種によって形態的にまた機能的に差異がみられる。後腸発酵動物のうち、ウマのような大容量の結腸を主要な発酵部位として備えている動物を、結腸発酵動物 (colon fermenter) といい、ウサギのように単に結腸の一部としてではなく、独立した微生物発酵槽としての盲腸を備えている動物を、盲腸発酵動物 (cecum fermenter) という。さらに盲腸発酵動物群は盲・結腸機能の違いによって後述する二つのグループに分類できる。いずれにしても、草食性後腸発酵動物の大腸は、微生物増殖が活発で大量の短鎖脂肪酸を産生する発酵槽として位置づけられ、そこで産生される短鎖脂肪酸や増殖した微生物は動物個体のエネルギー代謝やタンパク質栄養に大きく貢献している。

草食動物種の体重分布と消化管形態

草食動物の消化管形態を体サイズ(体重)と関連させて分類すると、前胃発酵動物である反芻動物は草食動物の幅広い体重の分布の中で、ほぼ中間的な位置に分布する¹⁾。前胃発酵動物の中でも反芻動物の前胃(反芻胃)は消化管全体の中の位置や構造、機能からみて繊維質の食餌を高度に消化し利用するために最も優れた消化管といえることができる。しかし一方ではその機能が、幅広い体重への反芻動物種の分布を困難にする要因とされている。実際、反芻動物種は未発達の前胃をもつ動物を除

けば、およそ10 kg を境にそれ以下の体重では存在しない。一方後腸発酵動物と呼ばれる単胃動物は、動物種によってさまざまに設計された大腸の形態と機能を持ち、反芻動物とは異なって幅広い体重への分布、特に小型の動物種への顕著な広がりが見られる。

小形草食動物が前胃を備えていない理由

幅広い体重範囲に分布する草食動物種の微生物発酵槽の容量は、その動物種の体重と比例関係にある。すなわち発酵槽の容量を体重比で表すと、動物種固有の体重とは無関係にほぼ一定である¹⁾。また、草食動物が食べる植物質の発酵速度すなわち短鎖脂肪酸生成速度は、発酵部位の単位容量当たりでみると、食べる草類が同じであれば動物種間に大きな差異はない²⁾。とくに上部消化管を通過してきた消化残渣が流入する大腸の発酵速度は動物種間差は小さい³⁾。したがって容量が体重に比例する発酵槽から供給されるエネルギー量は、動物種固有の体重に比例して変動することになる。言い換えれば、発酵槽から得られるエネルギー量を単位体重当たりで表せば、動物種の体重には無関係でほぼ一定値であり、発酵槽からのエネルギー供給量は体重に支配されてしまうことを意味する。

多くの動物種の基礎代謝量は代謝体重 ($\text{kg}^{0.75}$) に比例する⁴⁾ので、単位体重当りの栄養要求量は、小形の動物ほど大きい。すなわち、代謝体重に比例するとして算出される基礎代謝量 ($70 \text{ kcal} \times \text{kg}^{0.75}/\text{day}$) を単位体重 (kg) 当り (基礎代謝量 kcal/kg/day) でみると体重が小さい動物種ほど大きくなる。前項で述べたように、単位体重当たりの発酵槽からのエネルギー供給量は動物種の体重に影響されない。このことから動物種のサイズが小形になるほど、単位体重当たりのエネルギー要求量に対して発酵によるエネルギー供給量は不足することになる。反芻動物の前胃のような食物のほとんどを微生物発酵過程に委ねるような消化管をエネルギー供給系に備えることは、小形の動物にとって不可能といえることができる。すなわち微生物発酵槽を胃や小腸の前に置いて微生物消化過程を消化管全体の消化過程の中心的な位置に置くことはエネルギー利用系として採用できないことを意味する。

このように小形の動物種は摂取した草類成分の大部分を微生物による代謝過程に委ねる反芻胃の採用は不可能であるが、草類を栄養源として利用しようとするかぎり、微生物活動を介した利用系を備えておく必要がある。特にタンパク質栄養においては、微生物増殖によってもたらされる必須アミノ酸の供給は、小形の草食動物にとって重要な位置を占めるものと考えられる。それは前述したように草類タンパク質のアミノ酸組成が動物の要求する組成との間に大きな差異があるからだけではなく、小形の動物ほど体重当たりのたんぱく質要求量が大きいこととも関係する。すなわち尿中内因性窒素排泄量は基礎

代謝量 1 kcal 当たり 2 mg とされている⁵⁾ので、エネルギー要求量と同様蛋白質要求量も体重ではなく代謝体重に支配される。

以上の理由によって、小形の草食動物は反芻胃のような前胃発酵型を採用することはできないので、胃と小腸の後方に発酵槽を置くことが必然といえる。言い換えれば草類の成分のうち動物自身の消化酵素で消化可能な糖質やタンパク質は胃と小腸で消化吸収し、その後消化残渣を用いた微生物活動からもたらされる生成物を利用するのが小形の草食動物に求められる消化戦略ということができる。

小形の草食動物が盲腸を備えている理由

大腸には小腸から、未消化残渣、消化管分泌物、微生物などが流入し、これらは十分に混合される。大腸に流入する内容物は、内因性のものも多く、窒素成分、ミネラルなどに富み、微生物に栄養源を提供しており、大腸内には多数の、また多種類の微生物が確認されている。消化管自体からの消化酵素の分泌は殆どないが、この微生物の酵素によって、大腸に流入してきた繊維質の未消化残渣などの分解が可能である。ここで生産される短鎖脂肪酸は速やかに吸収されエネルギー源や体成分の素材となる。また、大腸の短鎖脂肪酸は Ca^+ 、 Mg^+ 、 Na^+ の吸収とも深い関わりをもっている。このように、大腸では栄養素の消化・吸収に関わるさまざまな過程が、微生物活動を介して営まれる。

発酵槽である前胃や大腸の容量は、動物の体重に比例し¹⁾、それにとまって体重が小さくなるほど消化管内容物の滞留時間は短くなる。セルロース消化は微生物発酵槽における内容物滞留時間によって規定される⁶⁾ので、小形の動物では必然的に繊維消化の程度は低くなる傾向がある。異なる動物種に同一の飼料を与えた時の繊維消化率を比較すると、小形の後腸発酵動物の繊維消化率は前胃発酵動物と比べて低い (Table 1)。後腸発酵動物ではウサギを例外として、体重の大小と消化率の高低が関係するようにみえる。この低い繊維消化率は、可消化のエネルギー密度が低い草類からのエネルギー抽出効率が低いことを意味する。体重当たりのエネルギー要求量が大型の動物よりも格段に大きい小形動物のエネルギー要求量をこの消化戦略で満たすためには、小形の草食動物は体重あたりの食物摂取量を大型の動物よりも格段に多くすることが求められる。実際に小形の動物種の消化管内容物滞留時間は大型の動物に比べると明らかに短い⁷⁾。消化管内容物滞留時間が短いことは、腸管内の微生物活動にとっては繊維質の消化を十分に達成できないという草食動物にとっては大きな問題をもたらすが、小形の動物にとっては、体サイズあたりの栄養要求の観点から見ても必然的なものといえる。

短い内容物通過時間は繊維消化にとって不利だけでなく、大腸内の微生物の定着にとっては致命的であり、また増殖にとって極めて不利な条件といえる。この点を克服し、微生物活動によって生成されるエネルギー源、

Table 1 Digestibility of fiber component in various herbivores fed on grass containing diet

	Diet and fibrous component estimated digestibility												
	(a)	(b)	(c)	(d)	(e)	(f)	(g)	(h)	(i)	(j)	(k)	(l)	Mean
Foregut fermenter													
Cattle	50.7	56.4	60.1										55.7
Sheep	50.4	46.3		50.1	50.1	67.4	50.0						52.4
Hindgut fermenter													
Horse	36.7	33.4	54.4					34.7					39.8
Pony		36.6						38.1					37.4
Pig					39.7	43.8**	39.7**						41.1
Mara									38.4				38.4
Nutria										41.9			41.9
Rabbit	19.9	6.9*		31.4				18.1			10.4		17.3
Hyrax				41.0									41.0
Guinea pig								38.2	39.0	30.7	33.6	44.3	37.2
Degu												34.9	34.9
Rat					20.9	1.5**	20.9**				13.7		14.4
Hamster											23.8		23.8
Leaf-eared mouse												24.4	24.4

(a) Over10%, crude fiber⁸⁾; (b) Timothy grass 100%, crude fiber, *Timothy grass 50%, crude fiber⁹⁾; (c) Alfalfa 100%, cellulose¹⁰⁾; (d) Alfalfa 100%, cellulose¹¹⁾; (e) Alfalfa 50%, cellulose¹²⁾; (f) Orchard grass 100%, **50%, cellulose¹²⁾; (g) Alfalfa 100%, **50%, cellulose¹²⁾; (h) Alfalfa 100%, crude fiber¹³⁾; (i) Alfalfa 50%, ADF¹⁴⁾; (j) Alfalfa 50%, ADF¹⁵⁾; (k) Alfalfa 50%, ADF¹⁶⁾; (l) Alfalfa 50%, ADF¹⁷⁾

タンパク質、ビタミンなどの供給を受けることは、小形の草食動物にとって重要な課題である。したがって小形草食動物は結腸のような管状で内容物が絶えず上部から下部へと移行する消化管ではなく、内容物が滞留することができる槽状の発酵部位を確保し、そこに微生物の定着を促す機能を備える必要がある。小形の後腸発酵動物の大腸をみると、例外なく発達した盲腸が備わっている。盲腸は内容物の攪拌貯留が可能な発酵の場と見なすことができ、微生物の活動を促すためには合理的な消化管形態といえる。以上のように小形の草食動物は盲腸発酵動物に分類できる。

盲腸に微生物を定着させるための機能

盲腸は内容物の攪拌貯留が可能ではあるが、前述のように小形の動物は消化管内容物通過時間が短く、盲腸内

容物の滞留時間も大型の動物に比べると短い。したがって盲腸内に微生物を定着させ増殖を可能にするための仕組みが求められる。実際に小形の後腸発酵動物の結腸には盲腸に微生物を定着させ、盲腸内の微生物活性を高度に保つためとみられるメカニズムが備わっている。これは結腸において、消化残渣が多く含まれる内容物からバクテリアを分離し、盲腸へと逆送する結腸分離機構 (colonic separation mechanism) と呼ばれる機能である。これによって盲腸内でのバクテリアの定着と増殖が保証され、繊維の消化や微生物生産物の宿主への供給が可能になっているものと考えられる。このメカニズムは動物種によって以下のように様式異なる。

げっ歯類の微生物分離逆送機構 (Fig. 1 A)

モルモットやヌートリア、マーラ、デグーなどの南米を起源とするヤマアラシ科の齧歯類に多く見られ、これ

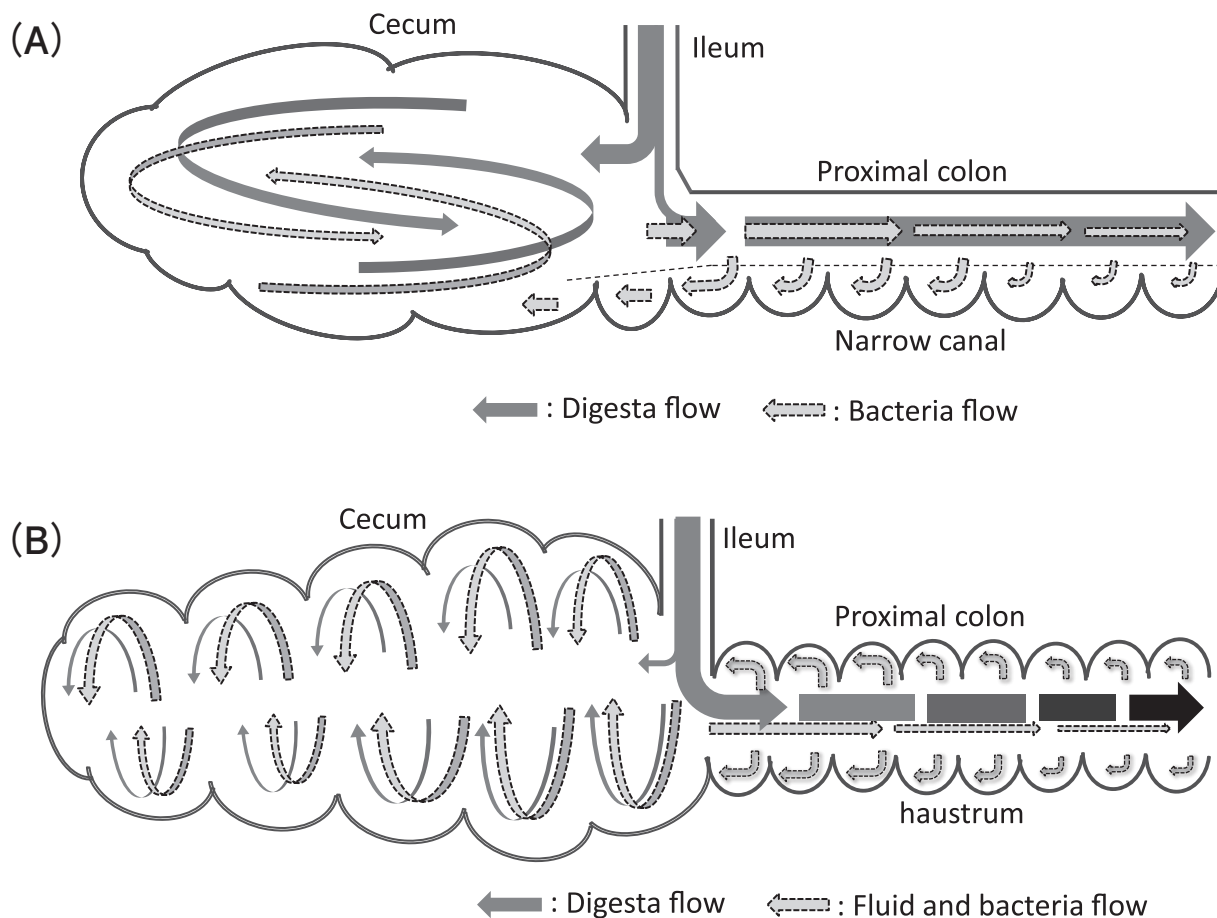


Fig. 1 Schematic models of digesta flow in the cecum and proximal colon.

(A) is the model of no selective retention of digesta. Fluid and particle digesta move together through the whole gut. The colon in the animal adopting this model has a separation mechanism which is called mucus trap type. Bacteria migrate from digesta to mucus, which moves then in to furrow. The mixture of mucus and bacteria in the furrow is transported to oral direction by antiperistaltic movement of the furrow. (B) is the model of selective retention of fluid digesta in the cecum. Fluid digesta is transported from proximal colon to the cecum by the colonic separation mechanism which is called wash-back type. Fine particle digesta and bacteria with fluid phase are squeezed from the large particle phase, then they are transported to the cecum by antiperistaltic activity. The larger particle phase is forced to distal part by peristaltic activity of the colon.

らの動物種では繊維消化率は後腸発酵動物の中では比較的高い (Table 1)。これらの動物では大腸内に流入した消化管内容物の液状部分 (液相) と固形粒子状部分 (固相) はほとんど分離することなく移行し、盲腸内に流入すると均一に攪拌され継続的に部分的な流出がおり結腸以下へと移行する。結腸では、結腸管壁に分泌される粘液に結腸内容物から微生物が移行し選択的に保持される。次に微生物が混ざった粘液は結腸管腔内の前後方向に走る2列の膨起に挟まれた溝の内部に移行する。そしてこの部分の逆蠕動によって微生物は粘液とともに盲腸に運ばれる^{18,19)}。この分離機構は粘液依存性分離機構で粘液トラップ (mucus-trap) 型と呼ばれる²⁰⁾。この分離機構は大腸で固相と液相がウサギほど明確に分離されない種々の齧歯類に認められる^{18,21)}。ラットでは近位結腸内の微生物の不均一な分布が観察されている²²⁾ので、ラットも粘液依存性の微生物逆送機構を備えている可能性が考えられる。

ウサギの微生物分離逆送機構 (Fig. 1B)

ウサギでは大腸に流入した消化管内容物は結腸で液相が固相部分から分離され盲腸内へと逆送されて盲腸内に貯留される。すなわち液相内容物には微粒子状の食餌残渣と可溶性成分のほか多くの微生物が含まれており、これらが他の食餌残渣と明確に分離され盲腸内に選択的に逆送される。このメカニズムに類似した機能を備えている動物として、コアラやリングテイルポッサムが知られている^{23,24,25)}。このような固相内容物から液相内容物を分離する機能は固液分離 (wash-back) 型と呼ばれ²⁰⁾、内容物中の固形物粒子に依存する分離機構である。結腸の蠕動運動と盲腸側に向かって動く逆蠕動との組み合わせが液相内容物の盲腸への選択的な貯留をもたらすとされている^{26,27,28,29)}。液相内容物には可溶性の栄養素や微粒状の食餌成分、微生物などが含まれ、これらが盲腸内に集積することになる³⁰⁾。この分離機構はウサギの結腸に最も顕著に認められる^{31,32)}。

食糞

草食動物は短鎖脂肪酸や微生物態タンパク質、ビタミン等の微生物生産物に草食動物は微生物の活動に伴って生成する微生物生産物を利用して栄養を全うしている。しかし後腸発酵動物では、胃や小腸の後ろに微生物発酵槽を備えているために、一連の消化管の配置のなかで微生物生産物特に微生物態タンパク質の消化吸収ができない。そこで大腸で生成する微生物態タンパク質等を消化するために、直腸を経て排出した後摂取し、胃と小腸における消化過程を受けさせるという手段がとられている。このことを食糞 (Coprophagy) というが、前述のような微生物の定着と増殖を保障する結腸分離機能とそれに伴う盲腸内への微生物の選択貯留能に助けられて生成される微生物態タンパク質等を有効に利用するための唯一の手段といえる。特に微生物発酵の場として盲腸を備

えている小形の草食動物は盲腸内容物を日常的に栄養物として摂取している。この食糞は小形草食動物の消化管全体の機能の中で必須の機能として位置づけられる。

一般に前胃発酵者よりも後腸発酵者で食糞の栄養に対する貢献度は大きく、その貢献度は小形の動物 (発酵槽) ほど、また低質な食餌 (繊維含量が高く栄養素濃度が低い) 条件下ほど大きい³³⁾。食糞を盛んに行う動物の多くは夜行性で、日中は休息しながら、食糞を行う³⁴⁾。考えられる食糞は前述した結腸分離機構によって支えられていることは疑いがなく、現在までにはっきりしている食糞の意義は、主に大腸内で増殖した微生物の体タンパク質 (微生物態タンパク質) や、微生物が合成したビタミンB群、ビタミンKを利用することである³⁵⁾。

大腸に流入する食餌残渣は繊維質が主要なもので、窒素成分は多くはない。微生物増殖のための窒素源は血中から腸管内に移行する尿素が重要な供給源と考えられる³⁶⁾。血中から供給される尿素を利用して盲腸内細菌が増殖し、細菌増殖によって増大した細菌態タンパク質は糞として排泄されるが、動物によって摂取され利用される。消化管内で増殖する細菌態タンパク質の生物価は草食動物の一般的な食物のタンパク質より高く^{37,38)}、栄養価値が高いと評価できる。したがって食糞によって摂取される微生物は摂取するタンパク質全体の利用率 (栄養価) を高めることになる。すなわち食糞は体内タンパク質代謝回転のなかで、排泄型になった窒素 (血中尿素) の再利用に貢献し、結果として摂取した飼料窒素の利用性を向上させていることになる。

いくつかの食糞を行う動物種では明確に区別できる2種類の糞、すなわち食物を摂取しない時に排泄し摂取する軟糞 (盲腸糞) と、主に活動時に排泄して摂取しない硬糞 (普通糞) を作ることが知られている。専ら軟糞を摂取することを盲腸糞食 (Cecotrophy) という。軟糞は通常排泄される硬糞とは形状、香り、成分が明らかに異なり、たんぱく質が多く含まれ、繊維含量は低くビタミンB群を多く含んでいる^{39,40,41)}。最も効果的な盲腸糞食を行う動物としてウサギと有袋類のリングテイルポッサムが知られているが、憩室が備わった大きな盲腸をもつ動物の多くは盲腸糞食を行うという^{24,42)}。このような動物の大腸には、液状あるいは微粒子状の内容物を盲腸に選択貯留する機能が備わっており、これが軟糞の形成を支えている。繊維消化率が低い要因になっていることがある^{25,43)}。ウサギの盲腸糞食は、一日のうちで主に早朝から午前中にかけて摂取され栄養源になる。軟糞はウサギによって直接肛門から摂取され、通常我々は見ることができない。ちなみに盲腸糞食を行う時間帯には硬糞は排泄されない。

典型的な盲腸糞食を行うウサギのみならず、モルモットにおいても食糞の阻止はたんぱく質やアミノ酸の消化

Table 2 Type of colonic separation mechanism and concentration of crude protein in soft and hard feces in some small hindgut fermenters

Animal	Type of separation	Crude protein level (% of dry matter)		
		Diet	Soft feces	Hard feces
Mouse ³⁵⁾	Mucus trap [†]	26.2	22.9	18.1
Guinea pig ^{a)}	Mucus trap [†]	18.6	19.4	12.5
Nutria ⁴⁵⁾	Mucus trap [†]	15.4	19.1	13.4
Rabbit ⁴⁷⁾	Wash-back [‡]	19.8	39.8	13.6

†, ‡ See in the text. a) Takahashi Y. (unpublished data)

率を低下させることから、食糞はたんぱく質栄養と密接に関連することは明らかである^{44,45,46)}。前述したように軟糞中のたんぱく質含量は硬糞より高いが、wash-back型の結腸分離機能を備えた動物における軟糞のたんぱく質含量と硬糞のそれとの差は、粘液トラップ型の動物の場合よりも大きい (Table 2)。このことは軟糞形成にとっては wash-back 型結腸分離機能を備えた大腸が有利ということになる。

ラットやマウスも例外ではなく日常的に食糞することが観察されている^{48,49,50)}。市販の固形飼料条件下のラットでは食糞は日常的に行われるが、成長中のラットの方が成熟ラットよりも食糞回数は多い。またラットが排泄する糞塊はたんぱく質に富む含水糞 (軟糞) と繊維質に富む硬糞 (通常糞) の2種類あり、含水糞を選択的に摂取するとされている⁵¹⁾。このことはラットが盲腸糞食性の動物である可能性を示すものである。前述のように、盲腸糞食は食餌たんぱく質の有効利用をはかる機能と考えられることから、ラットにも幅広い栄養環境に適応できる能力が備わっているとみなすことができる。ちなみに、栄養的に優れた市販の固形飼料条件下のマウスでは、食糞はB群ビタミンや葉酸などのビタミンの補給以外の栄養的意義は認められないという⁴¹⁾。ラットでも良質の飼料条件下では食糞の栄養的役割は限定されたものと考えられる、しかしながら、盲腸の機能と密接に結びついている食糞は、ラットの消化機能の一部として組み込まれたものとして評価すべきであろう。

ウサギの繊維消化とタンパク質栄養

家畜やペットとして飼育されているウサギ (ウサギ目, ウサギ科, *Oryctolagus cuniculus*) はアナウサギを改良したもので、ノウサギとは異なる。ウサギは世界中に広く分布し、多くの地域で食用ならびに毛皮用とされている。特にヨーロッパでは良質な蛋白質、低脂肪、低カロリー、低コレステロールの食肉として人気が高い。ウサギの肉は日本ではあまり一般的ではないが、近年飼育頭数、枝肉輸入量ともに増加している。屠体の約80%は可食部であり、効率のよい肉生産動物である。筋繊維が細かくてやわらかく、粘着性と保水性がよいという特徴が

ある。ウサギの毛皮は比較的安価で広く使われている。食用や毛皮用としてだけではなく実験動物、愛玩用としての需要も多い。

肉生産動物としてのウシとウサギの飼料利用効率を比較すると、成長中のウサギの群れとウシ1頭が同量の増体重を達成するときに必要な飼料エネルギー量は、動物間でまったく差がない⁴⁾。これは単位体重当たりのエネルギー要求量はウサギの方がウシよりもずっと大きいにもかかわらず、単位体重当たりの成長率がウサギの方が大きいことを示している。また釣り合いの取れた飼料の場合、飼料要求率は3で、ブロイラーの2.0~2.2と比べてやや低いが、ウシの9よりはるかに優れている。またウサギのたんぱく効率は16.7%で、ブロイラーの52.6%には及ばないが、ウシの9.4%を大きく超えている⁵²⁾。これらの点や取扱いやすさ、草食性であること、高い繁殖能力などを考慮すると、ウサギは肉生産動物として望ましい家畜といえる。

ウサギの消化管機能

胃の特徴

ウサギの胃では液状部分に比べて固形物が長く滞留し、胃の前半部で植物質の可溶性の炭水化物を利用して乳酸発酵が起こり大量の乳酸が生産・吸収されるので、血液中の乳酸濃度が高くなる。この乳酸発酵には食糞によって摂取される盲腸内微生物が関わっているとされている。胃で生産される乳酸はウサギの重要なエネルギー源の一つになっている⁵³⁾。

繊維質の消化

ウサギが特徴的な大容量で特徴的な機能を備えた盲腸ならびに結腸を持つ小形の盲腸発酵動物であることはすでに述べた。大きな盲腸をもつウサギは専ら草類を摂取するので、繊維消化能力が高いと思われる。しかし、実際には他の小形の草食動物と比べて繊維の消化率は低く、雑食性の実験動物ラットとほとんど変わらない (Table 1)。また Table 3 に示されているように、ウサギより大型のウシ、ヤギ、ヒツジ、ウマと比べてチモシー乾草の繊維成分消化率は極端に低い。また繊維消化率は食糞を阻止しても影響は受けない⁵⁴⁾。

Table 3 Digestibility (%) of timothy fiber in cattle, goats, sheep, horses and rabbits⁹⁾

Animal species	NDF	Cellulose	Hemicellulose	Lignin	DM
Cattle	51	53	57	21	52
Goat	44	46	49	19	49
Sheep	44	46	49	15	48
Pony	37	37	42	21	45
Horse	33	33	40	11	42
Rabbit, large (+)	7	4	11	6	52
Rabbit, large (-)	9	7	13	6	51
Rabbit, small (+)	11	10	12	14	53
Rabbit, small (-)	11	9	13	10	52

NDF : neutral detergent fiber ; DM : dry matter ; (+) : Permitted coprophagy ; (-) : Inhibited coprophagy

Table 4 Effect of dietary starch and fiber on the cecal concentration of short chain fatty acids (SCFA) in rabbits

Diet	Acetic acid ^{a)}	Propionic acid ^{a)}	Butyric acid ^{a)}	Total SCFA
High starch ⁵⁷⁾	36.3 ^{a)}	5.7 ^{a)}	13.6 ^{a)}	55.6 ^{a)}
High fiber ⁵⁷⁾	24.0 ^{a)}	4.3 ^{a)}	6.3 ^{a)}	34.6 ^{a)}
18% starch, 17% crude fiber ⁵⁸⁾	24.7 ^{b)}	6.2 ^{b)}	3.3 ^{b)}	34.2 ^{b)}
20% starch, 14% crude fiber ⁵⁸⁾	61.3 ^{b)}	5.8 ^{b)}	16.6 ^{b)}	83.7 ^{b)}
35% starch, 10% crude fiber ⁵⁸⁾	52.4 ^{b)}	5.2 ^{b)}	17.3 ^{b)}	74.9 ^{b)}

a) μ mol/ml b) mmol/kg ⁵⁷⁾Pote *et al* 1980 ⁵⁸⁾Morisse *et al* 1985

この一見不思議に思える低い繊維消化能力は、ウサギに特徴的な大腸の機能、すなわち固形内容物の多くは盲腸に貯留されないで結腸に移行し、前述した粒子状繊維質画分と腸内細菌を含む可溶性非繊維画分を分離し（固液分離能）、繊維質を速やかに排泄する結腸の機能（Fig. 1 B）によってもたらされる。固形内容物の多くは微生物消化を受けないで排泄されてしまうことになる。すなわちウサギの盲腸は繊維消化にとって大きな役割は持っていない。実際ウサギの盲腸を切除しても繊維の消化には大きな影響はないので、他の盲腸発酵動物と比べるとウサギの盲腸は繊維消化には役立っていない⁵⁵⁾。一方この結腸内容物分離機構は非繊維成分の利用を容易にし、消化し難い繊維成分は速やかに排泄することによって飼料摂取量を増やすことができる。このことは大型の草食動物と比べて体重当りのエネルギー要求量が大きなウサギにとっては消化戦略上の必然ともいえる。一方では、消化や発酵を受け易い非繊維画分を盲腸内に逆送して、長時間滞留させ（液相内容物選択貯留能）、微生物の増殖を促す働きがある。繊維消化率を犠牲にしてでも微生物増殖を高めようという戦略であり、草類を栄養源とする小形動物が備える大腸機能の一つの典型といえる。

この結腸の内容物分離機構は肛門側への蠕動と口側への逆蠕動運動とが関与している。またこの分離には繊維質粒子が植物質の他の成分より嵩高くまた密度が小さい

ことも関係しており、ウサギの飼料中には繊維質粒子を含むことが必須である。実際、微粉末粒子しか含まない飼料を与えると、結腸の固相内容物と液相内容物の分離、液相内容物の選択貯留が不完全となり、大腸内容物の滞留時間が短くなる⁵⁴⁾。またウサギは低繊維飼料で飼育すると摂食量の減少とともに成長量が減少する。ウサギを最大限に成長させるためには飼料中に最低10%の粗繊維を含む必要がある。飼料中繊維含量が10%を下回ると下痢を発症し易くなる⁵⁶⁾。このように飼料中の不溶性粒子としての繊維質は消化管機能の働きを円滑にする上で重要である。

ウサギに繊維含量の異なる3種類の飼料（粗繊維3.5%, 10%, 24%）を与えても、盲腸内の短鎖脂肪酸濃度に大きな違いはない。すなわち、飼料中の繊維含量が変化しても盲腸内発酵に大きな影響はなく比較的安定している。しかし、Table 4に示すように飼料にデンプンが加わると盲腸内の短鎖脂肪酸、特に酢酸と酪酸量が大幅に増加する。これは大腸の内容物分離能によって、小腸での消化を免れたデンプン粒子が盲腸に貯留され、そこで発酵を受けるためと考えられる。

盲腸で生成される短鎖脂肪酸のエネルギー量は、ウサギの基礎代謝量に対するエネルギー量の割合で表すと、報告によって異なり10~80%という。このような報告による大きな違いは飼料条件や測定条件の違いによるものと思われるが、今後のさらなる検討を待つ必要がある。

盲腸における短鎖脂肪酸の吸収は速やかであり、短鎖脂肪酸の存在は水や電解質の吸収に影響し、また Na^+ の存在は短鎖脂肪酸の吸収に重要な役割を演じていることが示されている。

ウサギの蛋白質栄養

食物タンパク質の利用性

ウサギの食餌中に要求される蛋白質質量はアミノ酸組成によっても変わるが、一般に成長中のウサギで16%、妊娠中は15%、授乳中は17%であるが、維持には12%とされており⁵⁹⁾、他の動物と比べて低い。このことには盲腸微生物増殖と食糞が関与している可能性が考えられる。

ウサギはブタやニワトリ、ラットに比べてアルファルファ乾草などの牧草の蛋白質消化率が高い。またアルファルファから抽出した蛋白質は大豆粕と同じぐらいの利用性があるので代替物として用いることができ、そのときの蛋白質消化率はラットと比較して高い⁶⁰⁾。このようにウサギは草類蛋白質の利用性が高い。しかし食糞を阻止されると、消化率の低下をきたし牧草タンパク質の利用率が大きく低下する (Table 5)。これには結腸における非繊維成分の分離、盲腸内への輸送・選択貯留、更には食糞という、タンパク質利用を効率よくすることをめざして設計された大腸機能が大いに貢献していることを伺わせる。

盲腸微生物の窒素源

ウサギの盲腸は他のどの部位よりもウレアーゼ活性が

Table 5 Effect of coprophagy on the digestibility of crude protein in rabbits⁶¹⁾

Protein source	Coprophagy	N digestibility (%)	N retention (g/day)
Alfalfa meal	Permitted	64.9	1.10
Alfalfa meal	Prevented	50.8	0.93
Soya cake	Permitted	76.9	0.78
Soya cake	Prevented	64.0	0.65
Fresh grass	Permitted	77.6	0.78
Fresh grass	Prevented	67.6	0.44

高く、それに伴って尿素濃度は低く保たれ、アンモニア濃度は高い。草食動物の盲腸では前述のように一般的ではあるが、ウサギでも盲腸に流入する尿素の大部分が血流から小腸に分泌される尿素であり、また盲腸から吸収されるアンモニア態窒素の吸収量は血中から盲腸に移行する尿素態窒素の量よりも多いことが示されている^{62,63,64)}。このことから、盲腸で生成されるアンモニア態窒素のバクテリアによる利用は通常は限定的と推察さ

れる。したがってウサギの盲腸内ではバクテリアの増殖に必要な窒素源は十分にあるものの、バクテリアの成長や増殖を最大限に発揮させるためのエネルギー源が恒常的に不足しているとみなすことができる。

盲腸への糖質流入と微生物増殖

ラットなどの単胃動物では、難消化性糖質の摂取は大腸内のバクテリア増殖を促し糞中窒素排泄量の増大をもたらす。この時血流量の増大とともに盲腸への尿素的流入量が増大し、窒素源としてバクテリア増殖に多く用いられることが示されており、これは難消化発酵性糖質が血中尿素の大腸内バクテリアへの移行を促すことを意味する^{36,65)}。前述したようにウサギは、多くの小形の草食動物と比べて繊維消化能力は低いものの、タンパク質栄養に資するために摂取する盲腸糞中に高濃度にバクテリアを集積させる機能を備えている点で、他の動物種とは異なっている⁷⁾。したがって、盲腸内のバクテリアへのエネルギー源の供給が増加すれば、ウサギにおいてもバクテリア増殖が促される可能性が高い。

難消化性糖質摂取の窒素栄養改善効果

上述したように、盲腸内の微生物にとってその増殖能力がN源よりもむしろ利用可能なエネルギー源の量によって制限されているとすれば、バクテリア増殖に用いられるエネルギー源の盲腸内への流入量が増加することによって、盲腸内での微生物によるアンモニアの利用速度が向上し、これに伴って微生物増殖が促進されと考えられる。微生物増殖の促進はバクテリア増殖量と軟糞形成量が増大することを意味する。消化管内で増殖するバクテリアの生物価は草食動物の一般的な食物より高く^{37,38)}、栄養価値が高いので、増大した軟糞が日常的に行われる食糞によって摂取されれば、栄養価の高いタンパク質摂取量が増大することにつながり、その結果、体内窒素動態の変化、すなわち体内窒素保持率の増大など食物中窒素成分の利用性の向上が期待される。このことは同時に尿中排泄窒素量の低減をもたらすことにつながる可能性もある。

これまで、難消化性糖質の栄養生理効果をウサギで調べた例は、マンナンオリゴ糖が成長を促進したという報告^{66,67)}以外にはほとんどなかった。我々は植物質に含まれる難消化発酵性糖質D-マンニトールをウサギに与えると、軟糞として排泄されるタンパク質量が増大することを見出し、難消化性糖質摂取がウサギの窒素栄養に影響する可能性を示した⁶⁸⁾。これに続いて、D-マンニトールやフラクトオリゴ糖を摂取したウサギでは、尿中排泄窒素量が減少し、その結果として体内窒素保持量が増加することを見出した^{48,69,70)}。さらに血中に注入した尿素態¹⁵Nの盲腸内微生物タンパク質への移行量が、D-マンニトールやフラクトオリゴ糖の摂取によって増加すること、その時尿中への¹⁵N排泄量が減少することを示した^{71,72)}。以上から難消化性糖質糖質を血中尿素的

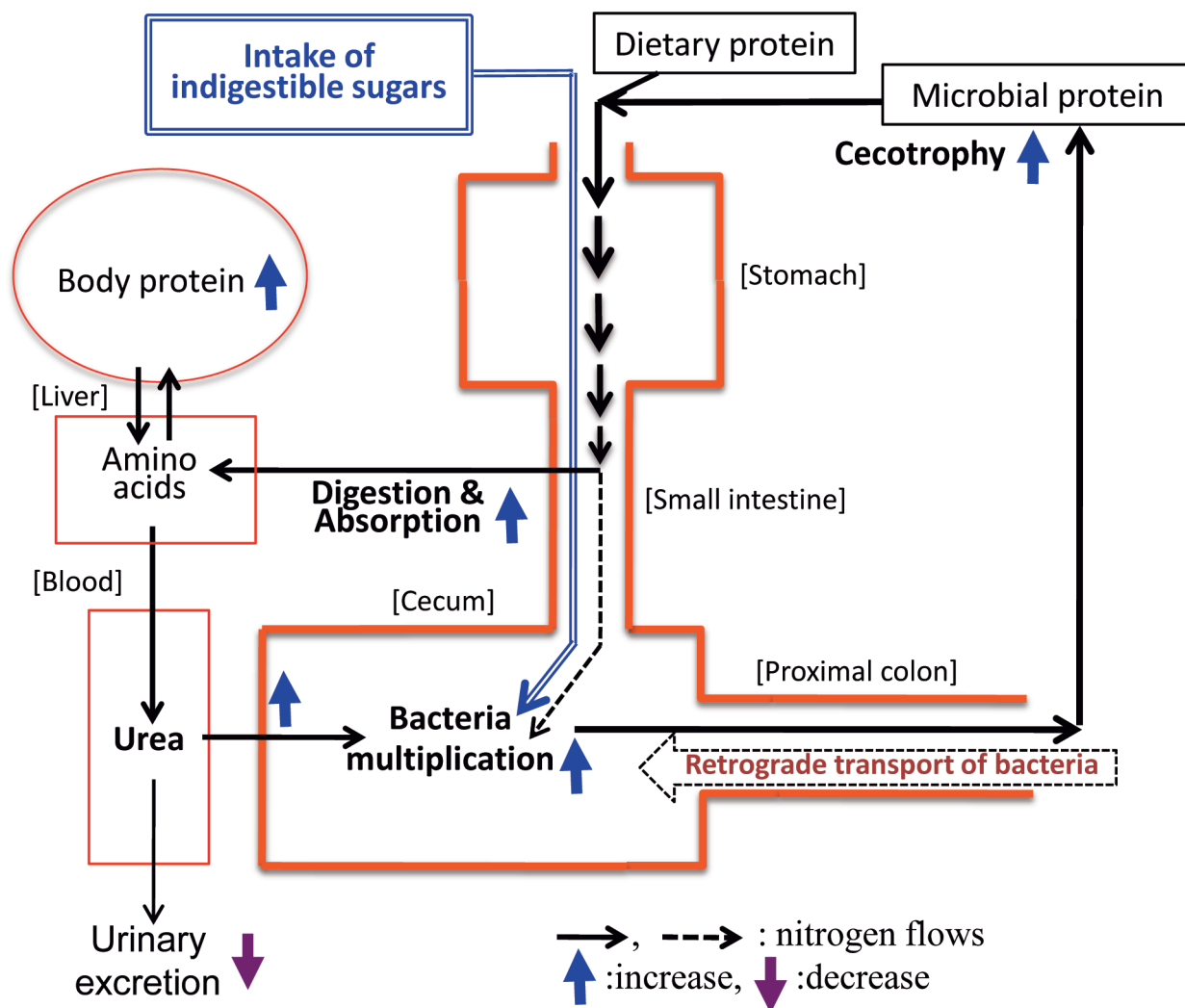


Fig. 2 Schematic nitrogen flow involved in cecotrophy in rabbits.

Black arrows are nitrogen flows. Red or violet arrows show the effect of intake of indigestible and fermentable sugars (upward : increase ; downward : decrease) .

盲腸内微生物態窒素への移行量が増え盲腸内微生物増殖が促進され窒素利用効率が向上する可能性を示し、難消化発酵性糖質の摂取はウサギの食糞行動を介して血中尿素の再利用を促し、結果として窒素利用効率を向上させることを示すことができた (Fig. 2) . 同様の効果が草食性のモルモットにおいてもフラクトオリゴ糖の摂取によって発現することが示されている⁷³⁾ .

難消化性糖質の作用機序に関連して、前述したように難消化性糖質摂取は盲腸に流入する尿素量を増大させることがラットで示されており³⁶⁾ , ウサギでのD-マンニトールやフラクトオリゴ糖の効果発現は盲腸内への尿素態窒素流入量の増大が関与することが考えられる。これがどのような機序でもたらされるのは、難消化性糖質の作用機序の解明にとって重要なポイントであり解明が待た

れる。

さらに尿素などの非タンパク態窒素 (NPN) の飼料への配合は盲腸内への尿素流入量を増大させる手段とみなすことができる。しかしウサギでの低タンパク質飼料に添加された尿素、ビュレット、クエン酸アンモニウムの窒素源の代替物としての成長に対する有効性は僅かかほとんどないという見解が多い^{74,75,76,77,78)} . 一方、遅溶性でアンモニアへの分解が遅いとされるビュレット (Biuret) は尿素に比べてタンパク質代替物としてより有効に利用されるという報告⁷⁹⁾ がある。このことは前述したように、盲腸内は窒素源よりもエネルギー源がバクテリア増殖にとっての制限因子であることと関係する可能性がある。すなわち、尿素のように消化管内で速やかにアンモニアへと分解される場合、盲腸内に過剰なアンモニアの供給

をすることになり、急激なアンモニアの供給はバクテリアの増殖に何ら寄与しないと考えられる。したがってNPNの有効利用は難消化性糖質などを用いた盲腸へのエネルギー源の供給を伴うことと、緩やかに分解される窒素化合物を用いることで達成される可能性が考えられる。我々は尿素を配合した飼料を与えたウサギにD-マンニトールを与えると窒素利用性が向上するという試験結果を得ている⁸⁰⁾。しかしながらこの試験結果からは実際に飼料に添加した尿素の利用性を向上させたかについての結論を下すことはできない。NPNのウサギでの飼料タンパク質代替物としての有効性について評価が定まっていない現状では、NPNの利用性の評価と、摂取したNPN由来の窒素利用性に対する難消化性糖質摂取の効果についても更なる検証が必要である。

ウサギは繊維質の飼料で飼育することができることから比較的飼料の確保は容易であり、生産効率が高く経済性の高い家畜として位置づけられている。近年穀類価格の高騰によって、ブタやニワトリの飼料確保に困難な状況が生まれている中で、特に経済性や生産効率の面からウサギの家畜としての重要性が増してきている。また、多様な動物性タンパク質の有効な生産手段を確保しておくことは将来にわたって意義が大きいと考えられる。以上で述べた、草類からの動物性タンパク質生産を、難消化・発酵性糖質を利用して効率よく達成するための理論の検証とその応用は、効率的なウサギ生産に寄与するだけでなく、環境に対する窒素負荷の軽減にもつながる。

ま と め

草食動物は草類を栄養源とするかぎり、生命活動を達成するために、微生物の棲息部位を消化管内に置き、微生物活動に伴う生成物（有機酸や微生物態タンパク質）を栄養源とする必要がある。小形の草食動物のほとんどが微生物棲息部位として盲腸を採用しているが、その理由是小形の草食動物の体サイズと関係する体重当たりのエネルギー要求量の大きさによって、食物の消化過程の中で微生物消化を中心に据えることができないためとみなされる。

盲腸を備えている動物は、盲腸内で増殖する微生物の生産物、主に微生物態タンパク質やビタミン類を利用するためにほぼ例外なく食糞をする。食糞は小形で盲腸を備えている草食動物では必須の消化戦略と位置付けられ、それぞれの動物の摂食行動の中に組み込まれ、習慣的に行われている。食糞によって摂取される糞の内容物は主に盲腸内で増殖する微生物体で作られるので、盲腸は微生物棲息を保障する必要がある。小形の動物ほど消化管内容物の滞留時間が短い。短い滞留時間は微生物の定着と増殖にとって致命的なので、盲腸を備えている小形の草食動物には、結腸内容物からの微生物分離と分離した微生物を盲腸に逆送する機能が備わっている。この

ことによって盲腸内に微生物が定着し増殖が可能になっていると考えられる。

ウサギも例外ではなくよく発達した盲腸を備え、日常的に食糞をするが、結腸における微生物の分離機能は他の小形草食動物とは様式が異なり、効率よく微生物の盲腸内への逆送が行われる。その結果盲腸内への微生物の集積量が多く、食糞のタンパク質栄養に対する貢献度が高い。盲腸内で微生物が利用できる栄養源のうち、窒素源と比べるとエネルギー源が不足しているので、盲腸へのエネルギー源の供給は、盲腸内の微生物態タンパク質の合成量を増大させることになる。このことはウサギの食物タンパク質の利用性の向上につながる。同様の現象はモルモットでも確認されている。

以上のようにウサギのみならず小形の草食動物の多くは、その栄養を全うするために盲腸に微生物を定着、増殖させるための巧妙な機能を大腸に備えている。この機能の助けによって盲腸内で作られる微生物生産物を有効に利用する手段としての食糞は、小形の草食動物においては栄養戦略上の必然と解釈できる。ウサギをはじめとした小形の草食動物は人知れず懸命に糞を食べて生きている。

謝 辞

本稿を纏めるに当たり、ここに引用した多くの有益な情報を公表された先達に対して、またこれまでに私達の研究グループに加わり貴重な試験結果を示していただいた学部学生諸氏ならびに大学院生諸氏に対して心より感謝いたします。同時に研究遂行に当たり様々な面で援助、ご指導をいただきました多くの方々にも厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 1) Demment MW and Van Soest PJ : A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. *Am. Natural.*, **125**, 641-667 (1985)
- 2) Van Soest PJ : *Nutritional Ecology of the Ruminant*, 2nd Ed. Cornell University Press, Ithaca, NY (1994)
- 3) Sakaguchi E, Becker G., Rechkemmer G. and v. Engelhardt W : Volume solute concentration and production of short-chain fatty acids in the cecum and upper colon of the guinea pig. *Zeitschrift für Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelk.*, **54**, 276-285 (1985)
- 4) Kleiber M : *Fire of life*. John Wiley, New York (1961)
- 5) Smuts DB : The relation between the basal metabolism and the endogenous nitrogen metabolism, with particular reference to the estimation of the maintenance requirement of protein. *J. Nutr.*, **9**, 403-433 (1935)
- 6) Van Soest PJ : *Nutritional Ecology of the Ruminant*. O & B Books, Inc., Corvallis, OR (1982)
- 7) Sakaguchi E : Digestive Strategy of small hindgut fermenters. *Anim. Sci. J.*, **74**, 327-337 (2003)
- 8) Hintz HF : Comparisons of digestion coefficients obtained with cattle, sheep, rabbits and horses. *Veterinarian.*, **6**, 45-51 (1969a)

- 9) Uden P, and Van Soest PJ : Comparative digestion of timothy (*Phleum pratense*) fibre by ruminants, equines and rabbits. *Br. J. Nutr.*, **47**, 267-272 (1982)
- 10) Vander Noot GW and Gilbreath EB : Comparative digestibility of components of forages by geldings and steers. *J. Anim. Sci.*, **31**, 351-355 (1970)
- 11) Paul-Murphy JR, Murphy CJ, Hintz HF, Meyers P and Schryver HF : Comparison of transit time of digesta and digestive efficiency of the rock hyrax, the barabados sheep and the domestic rabbit. *Comp. Biochem. Physiol.*, **72A**, 611-613 (1982)
- 12) Keys JE Jr, Van Soest PJ and Young EP : Comparative study of digestibility of forage cellulose and hemicellulose in ruminants and nonruminants. *J. Anim. Sci.*, **29**, 11-15 (1969)
- 13) Slade LM and Hintz HP : Comparison of digestion in horses, ponies and guinea pigs. *J. Anim. Sci.*, **28**, 842-843 (1969)
- 14) Sakaguchi E, Nippashi K and Endoh G : Digesta retention and fibre digestion in maras (*Dolicotis patagonum*) and Guinea-pigs. *Comp. Biochem. Physiol.*, **101A**, 867-870 (1992)
- 15) Sakaguchi E and Nabata A : Comparison of fibre digestion and digesta retention time between nutrias (*Myocastor coypus*) and guinea-pigs (*Cavia porcellus*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **103A**, 601-604 (1992)
- 16) Sakaguchi E, Itoh H, Uchida S and Horigome T : Comparison of fibre digestion and digesta retention time between rabbits, guinea-pigs, rats and hamsters. *British Journal of Nutrition.*, **58**, 149-158 (1987)
- 17) Sakaguchi E and Ohmura S : Fibre digestion and digesta retention time in guinea-pigs (*Cavia porcellus*), degus (*Octodon Degus*) and Leaf-eared mice (*Phyllotis darwini*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **103A**, 787-791 (1992)
- 18) Sperber I, Björnag G and Ridderstrale Y : Function of proximal colon in lemming and rat. *Swed. J. Agric. Res.*, **13**, 243-256 (1983)
- 19) Takahashi T and Sakaguchi E : Role of the fullow of the proximal colon in the production of soft and hard feces in nutrias, *Myocastor coypus*. *J. Comp. Physiol.*, **B170**, 531-535 (2000)
- 20) Cork SJ, Hume ID and Faichney GJ : Digestive strategies of nonruminant herbivores : The role of the hindgut. In : Jung HJG, Fahey Jr GC (eds), *Nutritional Ecology of Herbivores*. pp. 210-260. American Society of Animal Science, Savoy, IL (1999)
- 21) Holtenius K and Björnag G : The colonic separation mechanism in the guinea-pig (*Cavia porcellus*) and the chinchilla (*Chinchilla laniger*). *Journal of Comp. Biochem. Physiol.*, **82**, 537-542 (1985)
- 22) Watanabe T, Yajima T and Sakata T : Regional heterogeneity of bacteria and their glycosidase activities across and along the colonic segments of rats. *Let. Appl. Microbiol.*, **8**, 29-31 (1989)
- 23) Cork SJ and Warner ACI : The passage of digesta markers through the gut of a folivorous marsupial, the koala *Phascolarctos cinereus*. *J. Comp. Physiol.*, **152**, 43-51 (1983)
- 24) Chilcott MJ and Hume ID : Coprophagy and selective retention of fluid digesta : Their role in the nutrition of the common ringtail possum, *Pseudocheirus peregrinus*. *Austral. J. Zool.*, **33**, 1-15 (1985)
- 25) Sakaguchi E and Hume ID : Digesta retention and fibre digestion in brushtail possums, ringtail possums and rabbits. *Comp. Biochem. Physiol.*, **96A**, 351-354 (1990)
- 26) Pichard DW and Stevens CE : Digesta flow of rabbit large intestine. *Am. J. Physiol.*, **222**, 1161-1166 (1972)
- 27) Ruckebusch Y and Fioramonti J : The fusos coli of the rabbit as a pace-maker area. *Experientia*, **32**, 1023-1024 (1976)
- 28) Ehrlein HJ, Reich H, Schwinger M : Colonic motility and transit of digesta during hard soft faeces formation in rabbits. *J. Physiol. Lond.*, **338**, 75-86 (1983)
- 29) Furuichi Y and Takahashi T : Movement of water-soluble and -insoluble markers in the digestive tract of rabbits. *Jap. J. Zootech. Sci.*, **55**, 552-561 (1984)
- 30) Sakaguchi E : Comparative aspects of fibre digestion and digesta transit in cecum fermenters. In *Hindgut '91*, Sakata T and Snipes RL Ed, Senshu University Press, Tokyo Pp. 49-69 (1991)
- 31) Björnag G : Separation and delay of contents in the rabbit colon. *Swed. J. Agric. Res.*, **2**, 125-136 (1972)
- 32) Björnag G : The retrograde transport of fluid in the proximal colon of rabbits. *Swed. J. Agric. Res.*, **6**, 63-69 (1981)
- 33) Alexander RM : The energetics of coprophagy : a theoretical analysis. *J. Zool. Lond.*, **230**, 629-637 (1993)
- 34) Kenagy GJ, Hoyt DF : Reingestion of feces in rodents and its daily rhythmicity. *Oecologia*, **44**, 403-409 (1980)
- 35) Ebino KY : Studies on coprophagy in experimental animals. *Exper. Anim.*, **42**, 1-9 (1993)
- 36) Levrat MA, Remesy C and Demine C : Influence of inulin on urea and ammonia in the rat cecum : consequences on nitrogen excretion. *J. Nutr. Biochem.*, **4**, 351-356 (1993)
- 37) McNaught ML : The utilization of nonprotein nitrogen in the bovine rumen. 8. The nutritive value of the proteins of preparations of dried rumen bacteria, rumen protozoa and brewer's yeast for rats. *Biochem. J.*, **56**, 151-156 (1954)
- 38) Bergen WG, Purser DB and Cline JH : Effect of ration on the nutritive quality of rumen microbial protein. *J. Anim. Sci.*, **27**, 1497-1501 (1968)
- 39) Eden A : Coprophagy in the rabbit : Origin of "night" feces. *Nature (London)*, **145**, 628-629 (1940)
- 40) Kurwick R, Struglia L and Pearson PB : The effect of coprophagy on the excretion of B vitamins by the rabbit. *J. Nutr.*, **49**, 639-645 (1953)
- 41) Pehrson A : Caecotrophy in caged mountain hares (*Lepus timidus*). *J. Zool.*, **199**, 563-574 (1983)
- 42) Björnag G : Comparative aspects of digestion in the hindgut of mammals. The colonic separation method (CSM). *Deuts. Tierarztl. Wochenschr.*, **94**, 33-36 (1987)
- 43) Hoover WH and Heitmann RN : Effects of dietary fiber levels on weight gain, cecal volume and volatile fatty acid production in rabbits. *J. Nutr.*, **102**, 375-380 (1972)
- 44) Hintz HF : Effect of coprophagy on digestion and mineral excretion in the guinea pig. *J. Nutr.*, **99**, 375-378 (1969b)
- 45) Takahashi T and Sakaguchi E : Behaviors and nutritional importance of coprophagy in captive adult and young nutrias (*Myocastor coypus*). *J. Comp. Physiol.*, **B168**, 281-288 (1998)
- 46) 高橋 豊・坂口 英 : モルモットの飼料窒素利用における食糞の意義. *草食実験動物*, **23**, 43-48 (1999)
- 47) Xiao L, Xiao M, Tsuzuki Y and Sakaguchi E : **Effect of indigestible sugars on nitrogen utilization in adult rabbits.** *Anim.*

- Sci. J., **82**, 296-301 (2011)
- 48) Kennedy C, Palmer LS : The fundamental food requirements for the growth of the rat. 4. Coprophagy as a factor in the nutrition of the rat. *J. Biol. Chem.*, **76**, 607-621 (1927)
 - 49) Ebino KY, Amano H, Suwa T, Kuwabara Y, Saito TR and Takahashi KW : Coprophagy in the germfree mouse. *Exp. Anim.*, **36**, 273-276 (1987)
 - 50) Ikeda S, Sukemori S, Kurihara Y and Ito S : Changes in the frequency of coprophagy according to the growth of rats. *Jap. J. Livest. Manag.*, **34**, 71-75 (1999)
 - 51) Sukemori S, Ikeda S, Kurihara Y and Ito S : Comparison of three types of equipment for preventing coprophagy in rats. *Jap. J. Livest. Manag.*, **36**, 69-75 (2000)
 - 52) Ensminger ME and Olentine CG Jr : *Feeds and Nutrition-complete*. 922, 974, 1002, The Ensminger Publ. Co (1978)
 - 53) Alexander F and Chowdhury AK : Digestion in the rabbit's stomach. *Br. J. Nutr.*, **12**, 65-73 (1958)
 - 54) Sakaguchi E, Kaizu K and Nakamichi M : Fibre digestion and digesta retention from different physical forms of the feed in the rabbit. *Comp. Biochem. Physiol.*, **102A**, 559-563 (1992)
 - 55) Gioffre F, Gisgerti C, Angerini A and Proto V : Feeding behaviour, cecotrophy and digestibility in cecotomized rabbit at different interval from surgery and with different diets. *Zootech. Nut. Anim.*, **7**, 371-384 (1980)
 - 56) de Blas JC, Satoma G, Carabano R and Fraga MJ : Fiber and starch levels in fattening rabbit diets. *J. Anim. Sci.*, **63**, 1897-1904 (1986)
 - 57) Pote LM, Cheeke PR and Patton NM : Utilization of diets high in alfalfa meal by weanling rabbits. *J. Appl. Rabbit Res.*, **3**, 5-10 (1980)
 - 58) Morisse JP, Boilletor E and Maurice R : Alimentation et modifications du milieu intestinal chez le lapin (AGV, NH₃, pH, Flore). *Rec. Med. Veter.*, **161**, 443-449 (1985)
 - 59) National Research Council (NRC) : *Nutrient Requirement of Rabbits*, 2nd ed. National Academy of Science, Washington, D.C. (1977)
 - 60) Cheeke PR and Amberg JW : Protein nutrition of the rabbit. *Nutr. Rep. Internat.*, **5**, 259-226 (1972)
 - 61) Robinson KL, Cheeke PL and Patton NM : Effect of prevention of coprophagy on the digestibility of High-forage and High-concentrate diets by rabbits. *J. Appl. Rabbit Res.*, **8**, 57-59 (1985)
 - 62) Forsythe SJ and Parker DS : Ammonia-nitrogen turnover in the rabbit caecum and exchange with plasma urea-N. *Br. J. Nutr.*, **54**, 285-294 (1985)
 - 63) Knutson RS, Francis RS, Hall JL, Moore BH and Heisinger JF : Ammonia and urea distribution and urea activity in the gastrointestinal tract of rabbits (*Oryctolagus* and *Sylvilagus*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **58A**, 151-154 (1977)
 - 64) Vialad V : Endogenous urea as a nitrogen source for microorganisms of the rabbit digestive tract. *Annal. Nutr. Metab.*, **28**, 151-155 (1984)
 - 65) Younes H, Garleb K, Behr S, Remesy C and Demine C : Fermentable fibers of oligosaccharides reduce urinary nitrogen excretion by increasing urea disposal in the rat cecum. *J. Nutr.*, **125**, 1010-1016 (1995)
 - 66) Mourao JL, Pinheiro V, Alves A, Guedes CM, Pinto L, Saavedra MJ, Spring P and Kocher A : Effect of mannan oligosaccharides on the performance, intestinal morphology and cecal fermentation of fattening rabbits. *Anim. Feed Sci. Technol.*, **126**, 107-120 (2006)
 - 67) Volek Z, Marounek M and Skrivanova V : Effect of a starter diet supplementation with mannan-oligosaccharide or inulin on health status, caecal metabolism, digestibility of nutrients and growth of early weaned rabbits. *Animal.*, **1**, 523-530 (2007)
 - 68) Hanieh H and Sakaguchi E : Effect of D-mannitol on feed digestion and cecotrophic system in rabbits. *Anim. Sci. J.*, **80**, 157-162 (2009)
 - 69) 都築勇太・坂口 英 : ウサギの窒素利用性をフラクトオリゴ糖が亢進させる. *草食実験動物*, **33**, 13-18 (2010)
 - 70) Xiao M., Xiao L., Hiura S., Kawasaki K., Xiao J. and Sakaguchi E : Effect of D-mannitol on nitrogen retention, fiber digestibility and digesta transit time in adult rabbits. *Anim. Sci. J.*, **84**, 551-555 (2013)
 - 71) Xiao L, Xiao M, Jin X, Kawasaki K, Ohta N and Sakaguchi E : Transfer of blood urea nitrogen to cecal microbial nitrogen is increased by mannitol feeding in growing rabbits fed timothy hay diet. *Animal.*, **6**, 1757-1763 (2012b)
 - 72) Xiao M, Xiao L, Hiura S, Kawasaki K, Jin X and Sakaguchi E : Transfer of blood urea nitrogen to cecal microbes and nitrogen retention in mature rabbits are increased by dietary fructooligosaccharides. *Anim. Sci. J.*, **85**, 670-677 (2014)
 - 73) Kawasaki K., Xiao M., Nishiyama A. and Sakaguchi E : Effect of fructo-oligosaccharide on nitrogen utilization in guinea pigs. *Anim. Sci. J.*, **84**, 328-333 (2013)
 - 74) King JOL : Urea as a protein supplement for growing rabbits. *Br. Veterin. J.*, **127**, 523-528 (1971)
 - 75) Cheeke PR : Nutrient requirements of rabbits. *Feedstuffs.*, **44**, 28-28 (1972)
 - 76) Lebas F and Colin M : Effet de l'addition d'uree a un regime pauvre en proteines chez le lapin en croissance. *Ann. Zootech.*, **22**, 111-113 (1973)
 - 77) Teleki J, Szegebi B and Juhasz B : Effect of feed mixtures and urea supplementation on the protein metabolism of angora rabbits. *Allot. Takarm.*, **32**, 165-169 (1983)
 - 78) Robinson KL, Cheeke PL, Mathius IW and Patton NM : Effect and age and cecotrophy on urea utilization by rabbits. *Journal of Applied Rabbit Research.*, **9**, 76-79 (1986)
 - 79) Proto V and Gioffre F : La ciecotrofia nel coniglio con particolare riferimento al significato nutrizionale proteico del ciecotrofo. *Coniblicoltura.*, **23**, 41-43 (1986)
 - 80) Xiao L, Xiao M, Jin X, Kawasaki K, Ohta N and Sakaguchi E : Utilization of dietary urea nitrogen is stimulated by D-mannitol feeding in rabbits. *Anim. Sci. J.*, **83**, 605-609 (2012a)